BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

sciences de la terre

63

N° 486 SEPTEMBRE-OCTOBRE 1977

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs J. Dorst, C. Lévi et R. Laffitte.

Conseillers scientifiques : Dr M.-L. Bauchot et Dr N. Hallé.

Rédacteur : Mme P. Dupérier.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 1 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro**, à la Librairie du Muséum, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1977

Abonnement général : France, 530 F ; Étranger, 580 F.
Zoologie : France, 410 F ; Étranger, 450 F.
Sciences de la Terre : France, 110 F ; Étranger, 120 F.
Botanique : France, 80 F ; Étranger, 90 F.
Écologie générale : France, 70 F ; Étranger, 80 F.
Sciences physico-chimiques : France, 25 F ; Étranger, 30 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 486, septembre-octobre 1977, Sciences de la Terre 63

Carolia lefevrei Fischer, 1880 (Rivalvia, Anomiidae)

par Amin Strougo *

Résumé. — Longtemps confondue avec *Carolia placunoides* Cantraine, 1838, qui est un fossile caractéristique du Mokattam supérieur (Éocène supérieur) en Égypte, *Carolia lefevrei* Fischer, 1880, est en réalité cantonnée dans le Mokattam inférieur (Éocène moyen terminal et Éocène supérieur basal). Malgré une certaine similitude des caractères de la coquille, ces deux formes appartiennent à deux rameaux ayant évolué différemment. *C. lefevrei* montre des affinités très marquées avec *Wakullina* Dall, 1895, de l'Oligocène de Floride. Elle constitue, à mon avis, le type d'un nouveau sous-genre de ce groupe américain que je propose de nommer *Huyella*. Quant à *Carolia*, il semble se rattacher plutôt à la lignée des *Prismatro* Marwick, 1948, et *Patro* Gray, 1849. En outre, *Carolia libyca* Cox, 1962, pourrait être une forme intermédiaire entre les *Carolia* typiques, d'une part, et *Pododesmus* Philippi, 1837, et *Monia* Gray, 1849, d'autre part.

Abstract. — Confounded for a long time with *Carolia placunoides* Cantraine, 1838, which is an index fossil of the upper Mokattam (upper Eocene) in Egypt, *Carolia lefevrei* Fischer, 1880, is in reality restricted to the lower Mokattam (late middle Eocene and basal upper Eocene). In spite of a certain similarity in shell characters, these two forms belong to two stocks having evolved differently. *C. lefevrei* exhibits very marked affinities with *Wakullina* Dall, 1895, from the Oligocene of Florida. It constitutes, in my opinion, the type of a new subgenus of this american group which I propose to call *Huyella*. Concerning *Carolia*, it seems rather to be allied with *Prismatro* Marwick, 1948, and *Patro* Gray, 1849. Moreover, *Carolia libyca* Cox, 1962, might be an intermediate form between typical *Carolia*, on the one hand and *Pododesmus* Philippi, 1837, and *Monia* Gray, 1849, on the other hand.

Introduction

Le genre *Carolia* fut établi par Cantraine en 1838 pour désigner une coquille de l'Éocène d'Égypte rapportée autrefois par Cailliaud (1827) à *Placuna placenta* (Linné, 1758), espèce actuelle de l'Indo-Pacifique. Cette coquille qui reçut le nom de *Carolia placunoides* Cantraine, 1838, est l'espèce-type du genre par désignation originelle.

En 1880, P. Fischer fait une étude détaillée de *C. placunoides* d'après les matériaux recueillis par Delanoue près du Gébel Mokattam, en Égypte, et figurant dans les collections de l'Institut de Paléontologie du Muséum, à Paris. Il décrit ensuite très brièvement, à la fin de son article, une espèce nouvelle de *Carolia*, ramassée par Lefèvre également en Égypte, qu'il baptise *Carolia lefevrei*.

Voici ce qu'il écrit à propos de cette espèce : « *Testa curvata, sinuosa, forma Placunae sellae Gmelini affinis* ».

* *Département de Géologie, Faculté des Sciences, Université Ain Shams, Le Caire, Égypte. Institut de Paléontologie, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

Aucune figure n'accompagne cette diagnose fort brève quoique assez explicite. La provenance de ce fossile, donnée par Fischer (*op. cit.*), est « la forêt pétrifiée ». Il s'agit d'un gisement situé à une quinzaine de kilomètres à l'est de Maadi, dans la banlieue sud du Caire, remarquable par le grand nombre de troncs silicifiés gisant à même le sol et appartenant à une formation continentale que les auteurs s'accordent aujourd'hui à placer dans l'Oligocène. Il est bien entendu exclu que *C. lefevrei* provienne des couches de cette série. Elle aurait vraisemblablement été recueillie dans les formations marines sous-jacentes du Mokattam inférieur (Éocène moyen terminal et Éocène supérieur basal), exposées à moins d'un kilomètre au sud de ce gisement (voir plus loin).

Totalement méconnue des auteurs ultérieurs pendant plus d'un demi-siècle, *C. lefevrei* fut redécouverte par A. Desio en 1934, mais cette fois dans l'Éocène de Libye. A cet auteur l'on doit également les premières figurations de l'espèce [1]. Je lui ai, pour ma part, restitué sa place dans l'Éocène d'Égypte dans un article récent (Strougo, 1976), après l'avoir antérieurement confondue avec *C. placunoides* (Strougo, 1971). En fait, si l'espèce de Fischer n'a pas retenu l'attention des géologues, c'est d'abord à cause de la description très sommaire insérée à la fin de l'article de cet auteur et qui a pu par conséquent passer inaperçue, et ensuite parce que cette espèce a toujours été confondue avec *C. placunoides*. Cette confusion est d'autant plus regrettable que, d'une part, *C. placunoides* et *C. lefevrei* caractérisent des niveaux nettement distincts dans l'Éocène de ce pays et que, d'autre part, *C. lefevrei*, soumise à un examen critique des caractères de sa coquille, se révèle constituer un nouveau phylum, de la lignée des *Wakullina* Dall, 1895, d'Amérique.

Cette note est donc destinée : à faire reprendre rang à *C. lefevrei* en montrant les caractères qui la distinguent de *C. placunoides* ; à rechercher la place de cette espèce parmi la famille Anomiidae ; à préciser sa signification stratigraphique dans l'Éocène, en Égypte, et, par la même occasion, celle des autres espèces du genre *Carolia*.

Description systématique

« Carolia » lefevrei Fischer, 1880
(Pl. I, 1 à 6)

1880. — *Carolia lefevrei* Fischer : 353.
1934. — *Carolia lefevrei* : Desio : 20, pl. 7, fig. 1-3.

Remarque préliminaire. — Les coquilles sur lesquelles Fischer a fondé sa nouvelle espèce devaient probablement provenir de la collection personnelle de Lefèvre, car je n'ai trouvé aucune indication concernant ce matériel à l'Institut de Paléontologie du Muséum, pas plus qu'au Laboratoire de Géologie ni au Laboratoire de Malacologie du Muséum où MM. F. Gautier et J. Gaillard, respectivement, ont eu l'amabilité d'entreprendre pour

1. L'examen d'une grande coquille bivalve en parfait état de conservation, provenant de Libye et identifiée comme telle et déposée par Mme S. Freneix à l'Institut de Paléontologie du Muséum, m'a convaincu de l'identité spécifique de cette forme avec l'espèce d'Égypte.

moi des recherches dans ce sens. Pourtant, Fischer (1880) mentionne à la page 351 de son article « une valve de *Carolia placunoides*, rapportée par Lefèvre et conservée dans les collections conchyliologiques du Muséum. » D'autres recherches seraient peut-être nécessaires avant de déclarer le matériel Lefèvre comme perdu.

Description

Test mince, subpapyracé. Contour général quadrangulaire. Ornementation composée de fines stries rayonnantes irrégulières et subvermiculées. Bord palléal comportant des ondulations prononcées. Valves inégales, l'inférieure (valve droite), plate ou légèrement concave, la supérieure (valve gauche), légèrement convexe. Bord dorsal rectiligne, formant un angle voisin de 175° au-dessus du crochet. Contours latéraux tombant presque verticalement, ordinairement faiblement sinueux. Vue de la face interne, la valve droite présente une puissante apophyse ligamentaire transverse, à bord inférieur droit, soudée à la surface de la coquille par son côté postérieur qui se termine par une troncature verticale ; elle est libre, en revanche, du côté antérieur qui se termine en pointe. Cette apophyse, là où elle est soudée à la coquille, est portée par un pédoncule vertical proéminent composé de deux limbes séparés par une large dépression assez marquée ; ses bords latéraux sont détachés de la surface et forment deux arêtes saillantes qui se rejoignent au sommet suivant un angle invariablement inférieur à celui du bord dorsal ; à cet endroit, ces arêtes se déploient sous forme d'une excroissance lamellaire qui s'avance perpendiculairement à la surface de la coquille, au-dessus de l'apophyse ligamentaire dont elle recouvre la portion médiane. Aucune trace de foramen sur cette face interne, seulement une suture très réduite sous l'apophyse ligamentaire ; mais, vue de l'extérieur, la valve laisse apparaître un orifice minuscule, obturé parfois par un byssus calcifié, ou cheville, relié au bord dorsal par un sillon très étroit. A la valve gauche, le ligament était reçu dans une profonde fossette triangulaire, étroite et très allongée, à arêtes latérales également détachées de la surface et à excroissance lamellaire semblable à celle de la valve opposée, sauf qu'ici elle est parallèle au plan de la commissure des valves. Une aréa cardinale assez large, formée par l'imbrication des bords des lamelles qui tapissent la surface interne, surplombe la fossette ligamentaire ; celle-ci est flanquée de chaque côté d'un bourrelet très saillant, sorte d'épaississement du bord inférieur de l'aréa cardinale, qui vient se loger dans une cavité presque insensible située sur la valve opposée. Empreinte du muscle adducteur grande, arrondie, centrale, superficielle. J'ai également observé, sur la valve gauche d'un jeune individu, des empreintes très nettes de trois muscles du byssus disposées en ligne droite entre la fossette ligamentaire et l'adducteur des valves (pl. 1, 4) ; la première presque accolée à celui-ci ; la deuxième, plus importante, placée légèrement au-dessus de la précédente ; la troisième, enfin, beaucoup plus petite, dans le voisinage du ligament.

Comparaisons

Ainsi qu'il ressort de la description ci-dessus, on distinguera aisément *C. placunoides* de « *C.* » *lefevrei* par les caractères suivants : sa taille beaucoup plus grande, son contour

arrondi et régulier, sans ondulations sur le bord, l'absence d'une aire cardinale bien définie et de bourrelets latéraux sur la valve gauche, sa fossette ligamentaire proportionnellement plus haute, son apophyse arquée sur le bord inférieur, la persistance, très souvent, du foramen, même dans le stade adulte ou, le cas échéant, la présence d'une longue suture visible au-dessous de l'apophyse ligamentaire.

Attribution générique

Le genre *Carolia*, tel qu'il a été défini par Fischer (1880), se caractérise par une ouverture byssale variable à l'extrême, qui disparaît chez l'adulte et dont les modalités de la dégradation, réparties en quatre stades successifs, sont comparables à la coquille adulte de certains genres apparentés. Ces stades permettraient de suivre tous les degrés par lesquels une Anomie peut passer à une Placune. Dans le premier stade, qu'il n'a pas vu, Fischer présume que la valve droite devait comporter une profonde encoche semblable à celle des Anomies (stade *Anomia*). Ensuite, l'extrémité du limbe antérieur rejoint dorsalement l'apophyse ligamentaire et se juxtapose sans se souder laissant un trou, le foramen (stade « *Aenigma* »). Dans un troisième temps, les processus cardinaux se soudent et le foramen se rétrécit à l'extérieur (stade *Placunanomia*). Enfin, l'ouverture byssale est complètement fermée, aussi bien à l'extérieur qu'à l'intérieur, par un empâtement calcaire (stade *Placuna*).

Fischer (*op. cit.*) ne connaissait pas la valve gauche des jeunes *Carolia* mais pensait qu'on y trouverait peut-être les impressions des muscles du byssus. Oppenheim (1906) a largement confirmé ses prévisions en montrant qu'il y en avait trois. Dans les collections de Stratigraphie de l'Institut de Paléontologie du Muséum, j'ai pu retrouver le matériel Delanoue étudié et figuré par Fischer dans sa note ; ce matériel porte le numéro de série B22983. La valve gauche représentée sur la figure 4 par cet auteur montre d'une manière très nette les traces, très réduites il est vrai, des trois empreintes des muscles du byssus. Ces empreintes n'avaient pas échappé à Fischer mais il supposait qu'elles devaient correspondre aux muscles qui donnaient attache aux suspenseurs des branchies.

Dans une note antérieure (Strougo, 1971), j'ai fait remarquer qu'il n'existait pas de corrélation rigoureuse entre la taille de la coquille de *C. placunoides* et le degré de l'oblitération du foramen, loin de là. C'est ainsi que, et contrairement à une idée très répandue (Fischer, 1880, 1887 ; Zittel, 1887 ; Dall, 1895 ; Cox, 1938 ; Abbass, 1965 ; Keen *in* Moore, 1969, et bien d'autres), chez de nombreux individus entièrement développés le foramen pouvait subsister encore, ainsi que les empreintes des muscles du byssus. Ces observations rapprochent considérablement *Carolia* de *Parinomya* Olsson, 1928, proposé à l'origine comme sous-genre du premier mais élevé au rang de genre par Cox (1938). *Parinomya* se distinguera néanmoins de *Carolia* par sa sculpture, composée de costules rayonnantes assez vigoureuses, dentelées sur le bord des lamelles d'accroissement. *Parinomya blanfordiana* Cox, 1938, de l'Upper Laki (Éocène inférieur) et du Lower Khirthar (Éocène moyen) du Pakistan, paraît cependant une *Carolia* presque certaine.

D'après ce qui vient d'être dit, il faut, dans l'étude de *Carolia*, avoir toujours présent à l'esprit que les caractères sur lesquels se fonde ce genre sont purement dynamiques (Dall, 1898), variables par définition mais progressifs, et peuvent se rencontrer par conséquent

dans plusieurs groupes d'Anomiidae n'ayant pas forcément entre eux des liens de parenté. Chez *Carolia*, sont généralement considérés comme caractères diagnostiques du genre (pl. II, 1 à 6) :

— la sculpture externe : rayonnante, très fine ;
— le système ligamentaire : sur la valve droite, apophyse transverse pédonculée à bord inférieur arqué ; fossette triangulaire sur la valve gauche ;
— l'ouverture byssale : généralement présente chez le jeune (parfois un sinus véritable) ; se rétrécissant chez l'adulte, parfois jusqu'à disparaître complètement ;
— les empreintes des muscles du byssus : au nombre de trois ; intégralement liées à la présence d'une ouverture byssale ; l'empreinte médiane plus importante que les deux autres mais nettement plus petite que l'empreinte de l'adducteur. Il existe manifestement une tendance vers l'atrophie jusqu'à disparition totale des muscles du byssus mais celle-ci est loin d'être toujours parachevée. L'absence éventuelle des muscles byssifères explique naturellement celle de l'ouverture byssale.

Chez « *C.* » *lefevrei*, le foramen obsolète, visible seulement sur la face externe, suggère une ouverture initiale extrêmement petite. L'absence d'empreintes des muscles byssifères confirme cette hypothèse. Ainsi, « *C.* » *lefevrei* se distingue fondamentalement de *C. placunoides* par l'oblitération très précoce du foramen, condition n'admettant, d'après mes observations personnelles, pas d'exception. Ce critère à lui seul justifie, à mon avis, une coupure supraspécifique entre les deux formes, encore que la courbure du bord de l'apophyse ligamentaire chez *Carolia* — qui est droit chez « *C.* » *lefevrei* — me paraisse un autre critère distinctif important. La persistance, purement accidentelle [1], de trois petites empreintes placées entre l'adducteur des valves et la fossette ligamentaire sur une valve gauche de « *C.* » *lefevrei* trouvée au nord de l'oasis de Bahariya, autorise cependant un rapprochement entre celle-ci et *C. placunoides*. Il ne fait donc aucun doute que la coquille de « *C.* » *lefevrei* a dû passer au cours de sa croissance par tous les stades observés chez *C. placunoides* mais que ceux-ci furent très brefs, l'animal ayant mené une vie libre pendant la plus grande partie de son existence.

En 1895, Dall proposait pour une espèce nouvelle de l'Oligocène de la Floride le nom de sous-genre *Wakullina*, qu'il subordonnait à *Carolia*. Cette forme, non figurée dans l'article original, fut reprise quelques années plus tard par le même auteur (Dall, 1898), plusieurs individus furent représentés montrant les caractères externes et internes de la coquille, et ses rapports avec le genre de Cantraine furent mieux précisés. Vue de l'intérieur, *Carolia* (*Wakullina*) *floridana* Dall, 1895 — c'est le nom de l'espèce-type — possède tous les caractères de « *C.* » *lefevrei* : aire cardinale bien développée ; apophyse ligamentaire transverse, pédonculée, à bord inférieur droit et arêtes saillantes avec excroissance lamellaire ; pas d'ouverture byssale ; pas d'empreintes des muscles du byssus. Par contre, la face externe est dépourvue de stries rayonnantes, étant composée uniquement de lamelles concentriques imbriquées et irrégulières. Le contour des valves est semblable à celui de « *C.* » *lefevrei* sauf les ondulations du bord palléal qui semblent absentes. Ainsi « *C.* » *lefevrei* se rapproche par tous ses caractères essentiels de *Wakullina*, sauf la sculpture externe qui est celle de *Carolia*. Un point cependant concernant ce rameau d'Amérique demeure encore dans l'ombre, celui du nombre des empreintes des muscles du byssus chez les jeunes individus.

1. J'ai précédemment indiqué (Stroucq, 1971) que chez certaines coquilles de *C. placunoides*, pouvaient persister des traces d'empreintes musculaires de l'organe du byssus même après la fermeture complète du foramen.

En conclusion, « *C.* » *lefevrei*, différente à la fois de *Wakullina* et de *Carolia*, représente le type d'un nouveau taxon, que je propose de nommer *Huyella* et qui trouvera sa place comme sous-genre de *Wakullina*, ce dernier étant donc élevé au rang de genre. Je ne connais pas d'autres espèces qui puissent être rapportées à ce sous-genre. Il peut être défini de la façon suivante :

Genre *Wakullina* Dall, 1895
Sous-genre *Huyella* subgen. n.

Espèce-type (ici désignée) : *Carolia lefevrei* Fischer, 1880.

Origine du nom : de l' « oasis Huye », nom prêté par les Anciens Égyptiens à l'oasis de Bahariya (Ball & Beadnell, 1903), dont le plateau septentrional renferme en abondance le groupe en question.

Coquille quadrangulaire, subfoliacée, à valve inférieure plane ou faiblement concave et valve supérieure faiblement convexe. Sculpture faite de stries rayonnantes très fines. Aire cardinale bien développée. Ligament inséré dans une fossette triangulaire sous la cavité umbonale de la valve gauche et porté sur une apophyse ligamentaire transverse, pédonculée, à bord inférieur droit, sur la valve droite. Ouverture byssale obsolète. Empreinte du muscle adducteur centrale. Trois empreintes des muscles du byssus qui disparaissent très tôt chez le jeune.

Intérêt stratigraphique des espèces égyptiennes rapportées à *Carolia placunoides*

La succession du Gébel Mokattam, chaîne de collines affleurant à l'est du Caire, fut prise pour type de l'étage du Mokattam par Zittel (1883) et rapportée intégralement à l'Éocène moyen. La même année, Schweinfurth divise cette série en « Unter » et « Ober » Mokattam, l'unité inférieure composée de calcaires blancs et jaunâtres se détachant nettement des dépôts brunâtres à dominante clastique de l'unité supérieure. Cette dernière fut désignée « *Carolia* stufe » par Blanckenhorn (1900), *Carolia placunoides* étant le fossile le plus abondant et le plus caractéristique de cette formation. Beadnell (1905) souligne qu'au Fayum, *C. placunoides* est parfois très commune au sommet de « la Birket (Lac) Qarun Series », équivalent des dernières couches blanches du Gébel Mokattam, et encore assez commune dans les couches à *Nummulites gizehensis* du wadi Rayan qui forment la base du Mokattam inférieur, mais que son abondance relative dans la formation de Qasr el Sagha, qui couronne l'Éocène au Fayum, justifie le nom de « *Carolia* Beds » que l'on donne à ces couches.

En 1912, Fourtau propose une division tripartite du Mokattam (déjà envisagée en 1911 par Hume), fondée sur la succession des faunes et qui correspondrait, dans la nomenclature ouest-européenne, au Lutétien, à l'Auversien et au Bartonien et Priabonien, respectivement. La zone moyenne, pétrie de Bryozoaires, constitue le sommet du Mokattam inférieur et fut baptisée pour cette raison « Calcaires à Bryozoaires », Dans un premier temps, Cuvillier (1924, 1926) adopte dans leurs grandes lignes les coupures établies par Fourtau. Mais dès 1927 il bannit l'Auversien de sa classification et revient à la division bipartite du Mokattam des anciens auteurs. Les Calcaires à Bryozoaires sont alors assignés au Lutétien supérieur. Des modifications plus importantes sont introduites en 1930, lorsque Cuvil-

LIER publie sa thèse sur la « Révision du Nummulitique égyptien ». Le Mokattam inférieur, jusqu'ici considéré comme équivalent de tout le Lutétien, correspond désormais à la partie supérieure de cet étage et au Bartonien inférieur ; les Calcaires à Bryozoaires renfermant les premières *Nummulites striatus*, espèce qui va persister dans le Mokattam supérieur, devant en effet appartenir à l'extrême base de l'Éocène supérieur et non plus au sommet de l'Éocène moyen. D'autre part, le sens que CUVILLIER accorde à l'Éocène inférieur diffère dans une large mesure de celui que lui avaient conféré jusqu'ici ses prédécesseurs. Toute la partie supérieure du Libyen de ZITTEL (1883), depuis les premiers dépôts à *Orbitolites complanatus* jusqu'à la base des couches à *Nummulites gizehensis*, est rapportée au Lutétien inférieur, qui gagne ainsi en étendue et en puissance ce qu'aura perdu l'Yprésien. Les vues avancées par CUVILLIER pour les divisions de l'Éocène en Égypte constituent les fondements de la stratigraphie actuelle.

Ce bref aperçu historique m'a semblé nécessaire afin de permettre au lecteur non familier avec la stratigraphie du Nummulitique égyptien de situer correctement les niveaux dont il sera question dans les lignes qui suivent.

Dans une note qui semble avoir peu retenu l'attention des géologues, STEFANO (1919) signale au sommet du Gébel Duwi et du Gébel Nakheil, situé à quelques kilomètres à l'ouest-nord-ouest de la ville de Quseïr, sur la mer Rouge, la présence d'un niveau à *Carolia placunoides* qu'il attribue au Mokattam supérieur. Or, selon YOUSSEF (1949), les couches les plus récentes de l'Éocène exposées dans la région de Qusrir appartiennent à l'Éocène moyen, opinion contestée d'ailleurs par SAID (1962) qui n'y verrait que de l'Éocène inférieur. D'un autre côté, aucune espèce de *Carolia* n'ayant été rapportée à ce jour en Égypte en-deçà du Mokattam inférieur, on est amené soit à admettre la correspondance des couches sommitales de l'Éocène de la région de Quseir avec le niveau du Mokattam du Caire, soit à vieillir l'âge de la première apparition de *Carolia* en Égypte, à moins que la détermination générique du fossile cité par STEFANO ne soit pas correcte. Cette dernière hypothèse est cependant infirmée par le travail de KORANY (1970) qui aurait recueilli des Carolias dans le même secteur. Une discussion des arguments paléontologiques fournis par STEFANO risquerait de nous entraîner trop loin, en raison de la complexité du problème soulevé. Elle fera l'objet d'un travail séparé.

L'article de STEFANO mis à part, trois formes, rapportées généralement à *C. placunoides*, peuvent être distinguées dans la série du Mokattam.

Wakullina (Huyella) lefevrei est l'espèce la plus ancienne qui soit connue actuellement en Égypte. Elle apparaît dès la base du Mokattam inférieur, dans les couches à *N. gizehensis*, où elle est assez commune dans certains gisements, notamment dans le sud du pays. Ainsi, dans le piton conique de Gar el Hamra et dans les buttes qui jouchent le plateau septentrional de l'oasis de Bahariya, dans le désert Libyque, j'ai recueilli de nombreux exemplaires de cette espèce dans un excellent état de conservation et souvent avec les deux valves réunies. C'est certainement aussi le même fossile que CUVILLIER (1934) cite à presque tous les niveaux dans l'oasis de Moéléh, au sud du Fayum, où il accompagne généralement *N. gizehensis*. En effet, il écrit « ... *Carolia placunoides* Cantr., aux valves généralement ondulées et de dimensions plus réduites que dans l'Éocène supérieur des environs du Caire... ». Vers le nord, *W. (H.) lefevrei* semble se raréfier n'étant plus représentée que par quelques individus isolés. Elle se poursuit sans changement notable dans les couches terminales du Mokattam inférieur (niveau des Calcaires à Bryozoaires). J'avais un moment pensé que les coquilles

de ce niveau pouvaient être distinguées de celles des couches sous-jacentes par leur taille plus petite et par l'absence d'ondulations sur le bord des valves (STROUGO, 1976). Ayant recueilli par la suite dans le même horizon un grand individu bivalve à bord ondulé, cette hypothèse doit être écartée. Il faut reconnaître toutefois que le matériel dont je dispose, qui provient de ces couches élevées, se limite à quelques exemplaires trouvés au Gébel Mokattam et un seul exemplaire provenant de la région d'El Fashn, au sud de Beni Suef. On peut donc considérer aujourd'hui *W.* (*H.*) *lefevrei* comme étant une espèce caractéristique du Mokattam inférieur, apparaissant dès la base, dans les bancs à *N. gizehensis*, pour disparaître avec les dernières couches blanches de cette formation.

Au-dessus des Calcaires à Bryozoaires, changement total de faciès auquel correspond un grand changement de la faune. A la base, c'est une épaisse série silteuse, argileuse, marneuse ou calcaréo-marneuse, sans macrofossiles, qui se sédimente. Vient ensuite un banc fossilifère renfermant un assemblage caractéristique dont j'ai fait la faunizone à *Cossmannella fajumensis* (STROUGO, 1974). Celle-ci supporte à son tour le premier horizon à *Carolia placunoides* que surmonte presque directement un banc à très riche association de mollusques, la fameuse faunizone à *Plicatula* (*Darteplicatula*) *polymorpha*. Dès son apparition, *C. placunoides* est extrêmement abondante, formant une couche assez mince mais très persistante que l'on retrouve dans tous les gisements et dont la position stratigraphique peut être parfaitement définie par les zones à *Cossmannella fajumensis* et *Plicatula* (*Darteplicatula*) *polymorpha* qui l'encadrent. Les couches à *C. placunoides* se succèdent ensuite plusieurs fois dans la série du Mokattam supérieur, au nord du Birket Qarun et à Qasr el Sagha plus que partout ailleurs. Dans chaque banc, la multitude des individus que l'on peut récolter en excellent état de conservation montre de façon très nette l'extrême variabilité manifestée par les empreintes des muscles du byssus et par l'ouverture byssale. Dans les couches inférieures, le foramen est généralement ouvert chez les jeunes, partiellement ou totalement fermé chez l'adulte. Par contre, dans les couches tout à fait supérieures, et notamment dans le banc qui couronne la puissante assise à stratification entrecroisée qui forme le trait le plus marquant de la formation de Qasr el Sagha, tous les individus, depuis les plus petits jusqu'aux plus grands, possèdent un large foramen ainsi que des empreintes des muscles byssifères bien développées. Par ailleurs, les bords cardinaux, en se rejoignant dorsalement pour fermer le sinus initial, se juxtaposent sans se souder. Autrement dit, dans ces coquilles, le stade « *Aenigma* » auquel il a été fait allusion plus haut n'est jamais dépassé. Il n'est pas possible de maintenir pour ces individus l'appelation spécifique *placunoides*, au sens strict du terme. Je les sépare donc dans une sous-espèce nouvelle que je nomme *C. placunoides foraminifera* (pl. III, 1 et 2). En résumé, la répartition stratigraphique de *C. placunoides* s.l. devrait désormais être considérée comme coïncidant avec la division supérieure du Mokattam.

CONCLUSION

Longtemps confondue avec *Carolia placunoides*, qui est un fossile du Mokattam supérieur en Égypte, *Wakullina* (*Huyella*) *lefevrei* est une espèce bien distincte, caractéristique du Mokattam inférieur. Les nombreuses et importantes différences morphologiques qui séparent les deux formes excluent l'hypothèse que la deuxième ait dérivé directement de la

première. Par contre, le fait qu'on retrouve chez les deux groupes trois empreintes des muscles du byssus, permet de supposer qu'ils ont une origine commune mais qu'ils ont évolué par la suite dans des directions divergentes. C'est ainsi qu'*Huyella*, en arrivant, à l'Oligocène sur les côtes occidentales de l'Atlantique Nord, s'est modifié légèrement pour donner *Wakullina* ; tandis que les nombreuses variations dans les caractères du foramen, observées chez *C. placunoides placunoides*, semblent traduire deux tendances diamétralement opposées. La première étant vers l'oblitération totale de l'organe du byssus et du foramen ; elle aboutirait aux *Placuna* Solander *in* Lightfoot, 1786 (Gray, 1849 ; Fischer, 1880 ; Douvillé, 1921). La seconde vers le maintien d'une ouverture byssale permanente avec des processus cardinaux juxtaposés mais non soudés (*C. placunoides foraminifera*) ; elle se prolongerait avec *Prismutro* Marwick, 1948, et *Patro* Gray, 1849.

D'un autre côté, dès l'Éocène supérieur, paraît se préciser chez une forme de Libye une tendance nouvelle jamais rencontrée jusqu'ici chez les *Carolia* typiques. Je veux parler de *Carolia libyca* Cox, 1962, originellement assimilée à *C. placunoides* par Desio (1934). On sait que chez *C. placunoides placunoides* la fermeture du foramen se produit par l'adjonction de lamelles de calcaire sur tout son pourtour. Cette matière se dépose cependant beaucoup plus rapidement sur les parois ventrales que sur les parois dorsales, de sorte que l'ouverture, vue de l'intérieur, est toujours située directement au-dessous de l'apophyse ligamentaire. Or, c'est l'inverse qui paraît se produire chez *C. libyca*, l'ouverture byssale, en se rétrécissant, se rapprochant plutôt du centre de la valve. Cet aspect de la coquille, que l'on retrouve également chez *Parinomya parinensis* Olsson, 1928, espèce-type du genre, est fort intéressant dans ce sens qu'il semble réduire sensiblement la distance qui sépare *Carolia* de *Pododesmus* Philippi, 1837, et de *Monia* Gray, 1849. Chez ces derniers, l'ouverture byssale, partiellement ou totalement obturée par interposition de la cheville, dont on reconnaît toujours la présence par sa texture fibreuse, est écartée de l'apophyse ligamentaire et se traduit à l'extérieur par une surface rugueuse ayant la forme d'un cône étroit qui remonte jusqu'au sommet de la valve. On remarquera que Cantraine (1838) supposait que la cheville de *Carolia* demeurait soudée à la valve droite et faisait partie intégrante de celle-ci, exactement comme chez *Pododesmus*, *Monia* et *Placunanomia* Broderip, 1832. Cette supposition, qui ne se confirme pas chez *C. placunoides*, paraît envisageable dans le cas de *C. libyca*. En effet, Cox (1962 : 5) décrit le foramen de cette espèce en ces termes : « Right valve with a foramen of varying size which is open to the interior of the shell, where its margins project prominently, forming a short tube in some specimens ; the foramen is closed or reduced to a very small orifice externally »

Il est évident que ce foramen, largement ouvert à l'intérieur mais réduit à un très petit orifice à l'extérieur, ne servait pas au passage du byssus. Il marque, à mon avis, l'emplacement d'une cheville préexistante, enlevée par l'usure à cause de sa moindre résistance, et qui faisait partie intégrante de la valve. On ne sait malheureusement pas s'il existe d'autres empreintes que celles de l'adducteur sur la valve gauche de cette espèce. Chez *Pododesmus*, *Monia* et *Placunanomia*, il existe une seule empreinte du muscle du byssus à côté de celle de l'adducteur.

Selon Dall (1898), de *Carolia* à *Pododesmus* il n'y a qu'un petit pas ; un autre pas, un peu plus petit, conduit à *Monia*. Pour Douvillé (1921), *Carolia* et *Pododesmus* évoluent différemment, le premier s'inscrivant dans la lignée *Anomia* — *Carolia* — *Placuna* dont l'origine remonterait aux *Pseudomonotis* Beyrich, 1862, du Trias en passant d'abord par les

Placunopsis Morris & Lycett, 1853, jurassiques, et le second dans la lignée *Paranomia* — *Pododesmus* — *Placunanomia* ayant fait souche à partir d'un Aviculidé. Douvillé distingue encore un troisième rameau dans la famille Anomiidae, qu'il considère comme « nettement hétérogène », représenté par *Hypotrema* d'Orbigny, 1853, et *Pulvinites* Defrance, 1824, qui dériveraient, eux, d'un Pernidé.

La coquille des Anomidés offre de grandes possibilités d'observation en raison des nombreuses impressions qu'y laissent les parties molles de l'animal. On peut déplorer à l'heure actuelle le peu de contributions des auteurs concernant ces structures dont l'étude détaillée et critique devrait permettre de mieux saisir les relations phylétiques entre les divers taxa qui composent cette famille.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Abbass, H. L., 1965. — The structure of *Carolia placunoides* Cantraine from the Eocene of Egypt. *J. Geol. un. Arab Republ.* (1961), Le Caire, **5** : 55-68, 1 pl.

Ball, J., et H. J. L. Beadnell, 1903. — Baharia oasis : its topography and geology. *Survey Dept. Egypt*, Le Caire, 84 p.

Beadnell, H. J. L., 1905. — The topography and geology of the Fayum province of Egypt. *Survey Dept. Egypt*, Le Caire, 101 p.

Blanckenhorn, M., 1900. — Neues zur Geologie und Paläontologie Aegyptens. II-Das Palaeogen. *Z. dt. geol. Ges.*, Berlin, **52** : 403-479.

Cailliaud, F., 1827. — Voyage à Méroé. **4** (*non vidi*).

Cantraine, 1838. — Notice sur un genre nouveau de la famille des Ostracés. *Bull. Acad. r. Sc. Belles-Lettres Bruxelles*, **5** : 111-113, 1 pl.

Cox, L. R., 1938. — Eocene Mollusca from north-western India. *Ann. Mag. nat. Hist.*, Londres, sér. 11, **1** : 161-177, pl. 6-8.

— 1962. — Tertiary Bivalvia from Libya. *Palaeontology*, Londres, **5** : 1-8, pl. 1-5.

Cuvillier, J., 1924. — Contribution à l'étude géologique du Mokattam. *Bull. Inst. Égypte*, Le Caire, **6** : 93-102.

— 1926. — Sur l'âge des formations nummulitiques du Fayoum. *Bull. Inst. Égypte*, Le Caire, **8** : 251-254.

— 1927. — Sur la classification du Mésonummulitique en Égypte. *C. r. Congr. Avanc. Sci. Constantine*, Paris : 200-202.

— 1930. — Révision du Nummulitique égyptien. *Mém. Inst. Égypte*, Le Caire, **16**, 371 p., 25 pl.

— 1932. — L'oasis de Mouellah et sa constitution géologique. *Bull. Soc. Géogr. Égypte*, Le Caire, **18** : 65-81, 4 pl.

Dall, W. H., 1895. — Diagnoses of new Tertiary fossils from the southern United States. *Proc. U.S. natn. Mus.*, Washington, **18** : 21-46.

— 1898. — Contributions to the Tertiary fauna of Florida, with especial reference to the Miocene Silex-Beds of Tampa River. *Trans. Wagner free Inst. Sci. Philad.*, **3** (4) : 571-947.

Desio, A., 1934. — Lamellibranchi paleogenici della Sirtica e del Fezzan orientale. *Miss. sc. R. Accad. ital. a Cufra* (1931-IX), **3** : 83-130, pl. 6-13.

DOUVILLE, H., 1921. — Comment ont apparu certaines formes nouvelles : Rudistes et Chames, *Mytilus* et *Dreissensia*, *Anomia* et *Paranomia*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **172** : 887-892, 11 fig.-t.

FISCHER, P., 1880. — Note sur le genre *Carolia*. *J. Conch., Paris*, **28** : 345-354, pl. 12.

— 1880-1887. — Manuel de Conchyliologie et de Paléontologie conchyliologique., F. Savy éd., Paris, 1369 p.

FOURTAU, R., 1912. — Sur les divisions de l'Éocène en Égypte. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **155** : 1116-1118.

GRAY, J. E., 1849. — On the species of Anomiadae. *Proc. zool. Soc. London*, **17** : 113-124.

HUME, W. F., 1911. — The effects of secular oscillation in Egypt during the Cretaceous and Eocene Periods. *Q. Jl. geol. Soc. Lond.*, **67** : 118-148, pl. 6.

KEEN, A. M., 1969. — *In* R. C. MOORE, Super family Anomiacea Rafinesque, 1815, *in* Treatise on Invertebrate Paleontology. Geol. Soc. Amer. Inc. and Univ. of Kansas, pt. N, 1 (of 3), Mollusca 6, Bivalvia : 383-385.

KORANY, E. A., 1970. — Petrology of the old Tertiary rocks near Cairo and in the Eastern Desert and its application for petroleum prospecting and other economic materials. M. Sc. Thesis, Fac. Sc., Ain Shams Univ., Le Caire. 244 p.

OLSSON, A. A., 1928. — Contributions to the Tertiary Paleontology of northern Peru. Pt. 1-Eocene Mollusca and Brachiopoda. *Bull. Am. Paleont.*, Ithaca, N. Y., **14** (52) : 51-102, 26 pl.

OPPENHEIM, P., 1906. — Zur Kenntnis alterrtiärer Faunen in Agypten. Lief. 2-Der Bivalven zweiter Teil, Gastropoda und Cephalopoda. *Palaeontographica*, Stuttgart, **30** (3) : 165-348, pl. 18-27.

SAID, R., 1962. — The geology of Egypt. Elsevier Publishing Co., Amsterdam, New York, 377 p., 10 pl.

SCHWEINFURTH, G., 1883. — Ueber die geologische Schichtengliederung des Mokattam bei Cairo. *Z. Dt. geol. Ges.*, Berlin, **35** : 709-734.

STEFANO, G. DI., 1919. — Osservazioni sul Cretaceo e sull'Eocene del Deserto Arabico di el-Sibaiya, nella valle del Nilo. *Boll. R. Com. geol. Ital.*, Rome, sér. 5, **47** : 1-39, 11 pl.

STROUGO, A., 1971. — Observations sur la coquille de *Carolia placunoides* Cantraine. *Proc. Egypt. Acad. Sci.*, Le Caire, (1970), **23** : 57-63, 2 pl.

— 1974. — L'horizon à *Cossmannella fajumensis*, niveau-repère dans la partie inférieure de l'Éocène supérieur d'Égypte. *C. r. hebd. Séanc. Acad Sci., Paris*, sér. D, **279** : 1841-1844.

— 1976. — Bivalves de l'Éocène supérieur d'Égypte. 1-Carditidae. *Ann. Paléont.* (*Invertébrés*), Paris, **62** : 19-44, 2 pl.

YOUSSEF, M. I., 1949. — Stratigraphic studies in Kosseir area. Ph. D. Thesis, Alexandria Univ., 146 p.

ZITTEL, K. A., 1883. — Beitraege zur Geologie und Palaeontologie der Libyschen Wüste und der Angrenzenden Gebiete von Aegypten. *Palaeontographica*, Cassel, N. F., **10** (30) : 147 p.

— 1887. — Traité de Paléontologie. T. II, Paléozoologie ; pt. 1-Mollusca et Arthropoda. Octave Doin éd., Paris (traduit par Ch. Barrois), 897 p., 1126 fig.-t.

Manuscrit déposé le 4 février 1977.

PLANCHE I

1 à 2. — *Wakullina (Huyella) lefevrei* (Fischer, 1880) : 1, individu bivalve, vue externe de la valve gauche ; 1a, vue palléale du même individu ; 2, individu bivalve, vue externe de la valve droite ; Gar el Hamra, au nord de l'oasis de Bahariya (× 1).

3. — *Wakullina (Huyella) lefevrei* (Fischer, 1880) : valve droite, vue externe ; est de Kait Bey (× 1).

4 à 6 — *Wakullina (Huyella) lefevrei* (Fischer, 1880) : 4, valve gauche, vue interne montrant les trois empreintes des muscles du byssus ; 5, valve gauche, vue interne ; 6, valve droite, vue interne ; Gar el Hamra, au nord de l'oasis de Bahariya (× 1).

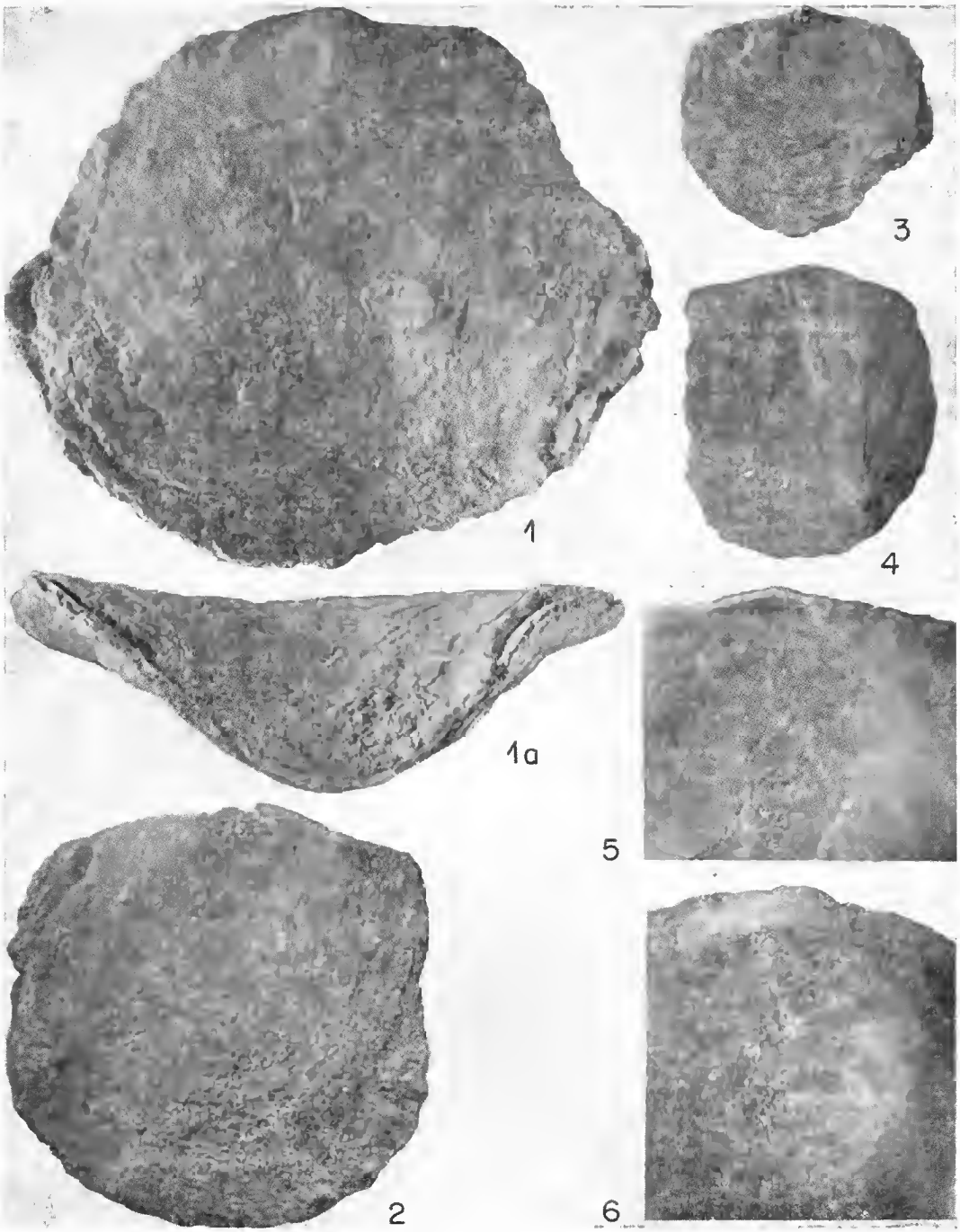

PLANCHE I

PLANCHE II

1 à 3. — *Carolia placunoides placunoides* Cantraine, 1838 : vues internes de valves droites montrant les divers aspects du foramen ; 1, ouest du village de Gûta, Fayum (× 1) ; 2, 3, Qasr el Sagha, Fayum (× 1).

4 à 6. — *Carolia placunoides placunoides* Cantraine, 1838 : vues internes de valves gauches montrant l'atrophie progressive des muscles du byssus ; Qasr el Sagha, Fayum (× 1).

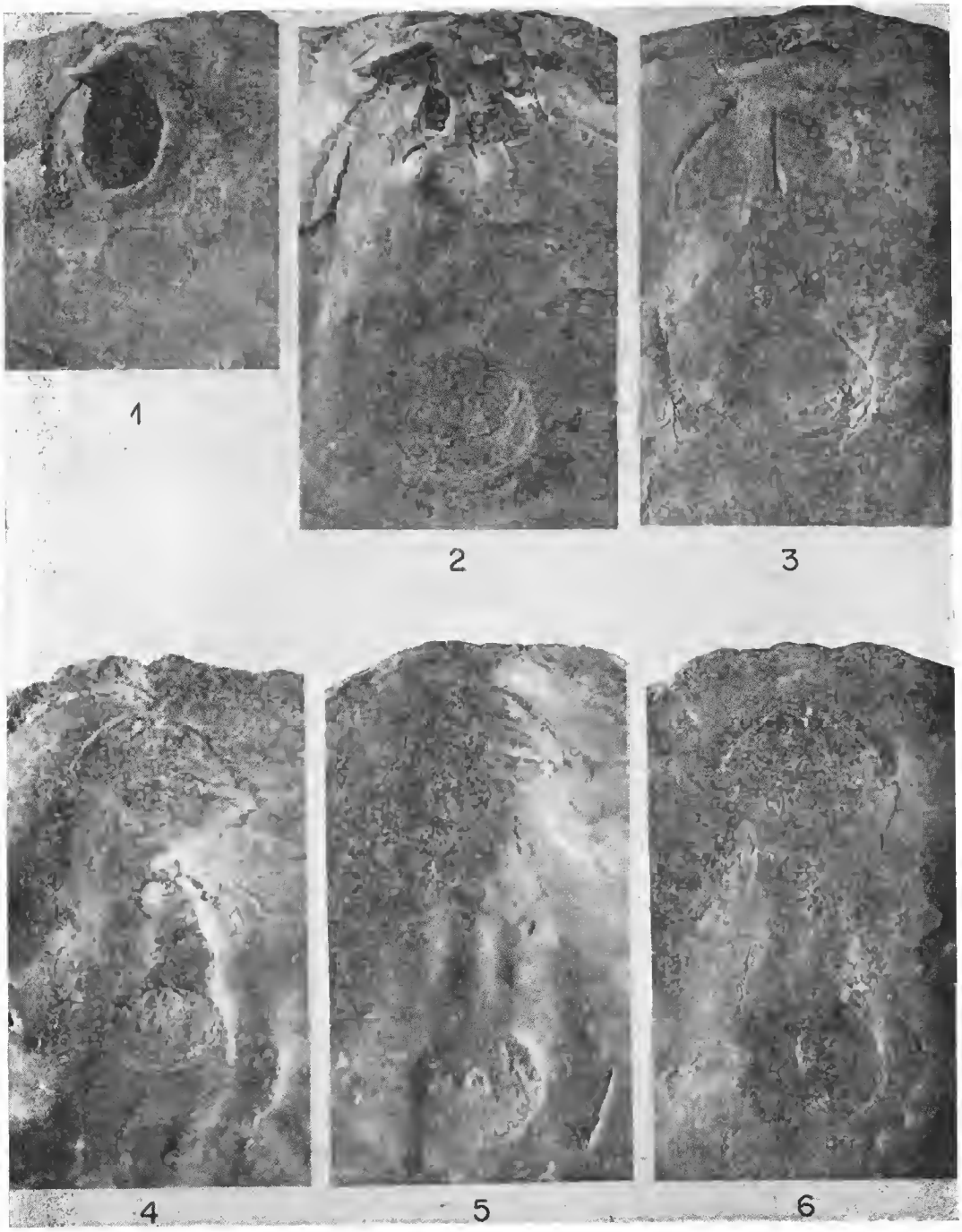

PLANCHE II

PLANCHE III

1 à 3. — *Carolia placunoides foraminifera* subsp. n : 1, 1a, vues externe et interne d'une valve droite, holotype ; 2, vue interne d'une valve gauche, paratype ; sommet de Qasr el Sagha, Fayum (× 1).

PLANCHE III

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 486, sept.-oct. 1977,
Sciences de la Terre 63 : 229-246.

Achevé d'imprimer le 15 décembre 1977.

IMPRIMERIE NATIONALE

7 564 003 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., 42 (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.